两种共存网蛱蝶幼期的生命表研究

刘文华[1,2]，**王义飞**[1,3]，**徐汝梅**[1*]

(1. 北京师范大学，生物多样性与生态工程教育部重点实验室，北京 100875；
2. 广东省疾病预防控制中心，广州 510300；
3. 中国林业科学院，林业研究所湿地保护中心，北京 100091)

摘要：在河北省赤城县大海坨国家自然保护区内，从2002年到2004年应用生命表方法研究了在同一网络斑块中共存的金堇蛱蝶 *Euphydryas aurinia* 和大网蛱蝶 *Melitaea phoebe* 两个世代的幼期各阶段的死亡情况，目的是了解影响种群动态的重要因子，为它们的长期保育提供信息。结果表明，金堇蛱蝶幼期总累积死亡率都较小，两个世代分别为59%和72%；而大网蛱蝶总累积死亡率较高，两个世代分别为89%和80%。影响大网蛱蝶死亡的最重要因子是放牧，两个世代与放牧相关的 *k* 值分别为0.559和0.167；尤其是在越冬后大网蛱蝶幼虫组聚集取食阶段，导致两个世代分别有50%和25%的幼虫组死亡。寄生蜂在大网蛱蝶小种群下也分别使两个世代4%和9%的5~6龄期幼虫以及13%和24%的蛹死亡。金堇蛱蝶死亡主要发生在越冬期，与越冬死亡相关的 *k* 值两个世代分别为0.073和0.199，而寄主植物的质量影响越冬期幼虫组死亡；寄生蜂则对金堇蛱蝶种群的调控作用极小，只有在2003~2004世代有4.0%的越冬后幼虫被寄生和7%的蛹被寄生。影响两种蛱蝶种群动态的关键因子不同，采取的保护措施应有所不同。在春季减少源斑块内的放牧，对于以源-汇集合种群形式存在的大网蛱蝶种群恢复和增长十分必要；而对以经典集合种群形式存在的金堇蛱蝶，通过适当植被管理提高繁殖区域内寄主植物质量，可以提高越冬期幼虫组存活率，有利于其长期持续生存。

关键词：金堇蛱蝶；大网蛱蝶；生命表；集合种群持续；保育；种群动态；影响因子

中图分类号：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2006)04-0656-08

Life tables of immature stages of two coexisting melitaeine butterflies *Melitaea phoebe* and *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae)

LIU Wen-Hua[1,2], WANG Yi-Fei[1,3], XU Ru-Mei[1*] (1. Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; 2. Center for Disease Control and Prevention of Guangdong Province, Guangzhou 510300, China; 3. Wetland Research Center, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: From 2002 to 2004, in Dahaitou National Natural Reserve, Chi Cheng county, Hebei province, mortality was surveyed for all immature stages of the two coexisting melitaeine butterflies *Melitaea phoebe* and *Euphydryas aurinia* for two generations in the same habitat network. Life tables were constructed to explore the effects of the main mortality factors on population dynamics. The results showed that the total mortalities of two generations of *M. phoebe* (89% in the 2002 – 2003 generation, and 80% in the 2003 – 2004 generation) were higher than those of *E. aurinia* (59% and 72% respectively). For *M. phoebe*, mortality due to grazing was the most important factor, especially during the post-hibernating larval period. The *k* value for grazing was 0.559 and 0.167 respectively during the two generations. Even in the small populations, the parasitoids caused some post-diapause larvae (4% and 9% for the two generations respectively) and pupae (13% and 24%) to death. For *E. aurinia*, mortality during hibernation was the highest and the *k* value for the two generations was 0.073 and 0.199 respectively, which was influenced by host plant quality. In contrast, parasitoids had little effect on the population regulation, because only 4% of the post-diapause larvae and 7%

基金项目：国家自然科学基金重大项目(39893360)；国家自然科学基金项目(3027041)
作者简介：刘文华，男，1973年10月生，博士，研究方向昆虫生态学，E-mail：wenhua205@163.com
* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail：xurumei@bnu.edu.cn
收稿日期 Received：2005-11-24；接受日期 Accepted：2006-05-16

of the pupae were dead due to parasitoids in the 2003 – 2004 generation. These results suggested that different conservation strategies should be taken for the two butterflies. For *M. phoebe*, to decrease grazing, especially its effects on the source population during the post-hibernating larval group stage, is crucial for its population restoration and growth. For *E. aurinia*, however, improvement of the host plant quality by habitat managements in breeding areas, which could increase the survivorship during the hibernation period, is helpful for its long-term persistence and conservation.

Key words: *Euphydryas aurinia*; *Melitaea phoebe*; life table; metapopulation persistence; conservation; population dynamics; influencing factors

随着自然环境破坏的加剧，越来越多的蝴蝶濒临灭绝，尤其网蛱蝶族（Melitaeini）网蛱蝶属 *Melitaea* 的蝴蝶。在世界上它们是研究范围最广泛且研究历史最悠久，同时在北半球的温带地区最濒危的一类蝴蝶（Ford and Ford, 1930；Ehrlich, 1961；Murphy and Weiss, 1988；Kuussaari, 1998；Ehrlich and Hanski, 2004）。无论在保护生物学理论发展过程中，还是濒危蝴蝶保育实践中，它们都有十分重要的地位（Harrison *et al.*, 1988；Ehrlich, 1992；Hanski and Gilpin, 1997），也被认为是在野外种群生态学研究中最为重要的模式物种系统之一（Ehrlich and Hanski, 2004）。因此如何保护这类濒临灭绝的蝴蝶越来越受到公众关注。在我国徐汝梅（2000）曾以两种网蛱蝶为例，研究了在栖息地破碎化过程中濒危昆虫的保育机制，。

掌握濒危蝴蝶的种群动态是对其成功保护的基础（New *et al.*, 1995；Ehrlich and Hanski, 2004）。在河北省阎家坪地区的同一景观内，我们已对金堇蛱蝶 *Euphydryas aurinia* 和大网蛱蝶 *Melitaea phoebe* 做了 7 年研究，揭示了它们具有不同的集合种群动态（王义飞等，2003 ；陈洁君等，2004；Wang *et al.*, 2004）。以源-汇集合种群形式存在的大网蛱蝶的局域种群数量小且不稳定，整个种群有灭绝的趋势；而以经典集合种群形式存在的金堇蛱蝶局域种群数量大且相对稳定，种群能长期持续生存。并以此为基础初步提出了对这两种网蛱蝶的保育策略。但进一步制定具体保育措施，还需要掌握影响种群动态各种因素的作用。

自从 Morris 和 Miller（1954）首次将生命表的方法应用于自然昆虫种群以来，它已成为深入了解种群动态的有效工具之一。但大多数昆虫的生命表研究是关于农业或林业害虫（Dempster, 1983；徐汝梅，1987；尤民生，1997）。有关濒危蝴蝶的生命表研究极少（Moore, 1989；Matsumoto, 2003），运用生命表方法探讨濒危蝴蝶自然种群动态的研究更为少见，在我国也尚属空白。本文运用生命表方法研究上述两种网蛱蝶幼期各个阶段的重要死亡因子，以探讨种群动态机制，为制定具体保育措施提供必不可少的科学依据。

1　材料与方法

1.1　研究区域和物种

研究区域位于河北省赤城县阎家坪村，是大海陀国家级自然保护区的一部分。它具有典型山间盆地特征，海拔范围从 1 300 米到 1 600 米，面积大约有 10 平方公里，植被为灌丛和杂草混和的亚高山型，属中国北方植物区系。研究对象金堇蛱蝶和大网蛱蝶栖息地为干草甸，它们共存于同一网络斑块内，该网络共有 38 个斑块。两种蛱蝶一年一代，金堇蛱蝶取食单一寄主植物是华北蓝盆花，大网蛱蝶宿主植物是祁州漏芦。金堇蛱蝶成虫期从 5 月下旬到 7 月初；在 7 月底或 8 月初，卵块孵化；卵块孵化后，幼虫一起吐丝织成致密的幼虫网，在网内取食寄主植物；在 9 月中旬 4 龄期的幼虫在越冬网内越冬；第二年 3 月底或 4 月初，结束滞育；在 4 月底或 5 月初，5 龄幼虫单独取食，选择在枯枝或草丛中化蛹，化蛹地点十分隐蔽，在野外难以找到；蛹经过 3 周后，在 5 月底 6 月初，羽化成成虫。大网蛱蝶幼虫滞育结束以及成虫出现，比金堇蛱蝶迟约一个月，但 4 龄幼虫也是在 9 月底越冬（王义飞等，2003）。

1998 年到 2003 年间，研究区域内放牧强度大，在 2003 年建立国家级自然保护区后，禁止放牧羊和牛，放牧强度减轻。

1.2　研究方法

两种网蛱蝶的幼期分为卵，滞育前幼虫组，滞育期幼虫组，滞育后幼虫组（5、6 龄幼虫）和蛹期。由于卵块中的卵粒致密粘合在一起，卵块孵化后幼虫立即吐丝织成致密的幼虫网，很难观察具体卵粒的死亡情况；幼虫聚集在致密幼虫网内直到 4 龄幼虫越冬，同样不易观察到幼虫组内具体幼虫死亡情况。另外以网蛱蝶为对象研究集合种群动态，调查方法

普遍以幼虫组为对象,分析幼虫组的存活情况。因此建立生命表时不是以卵粒或幼虫组内幼虫的数量为基数,而以卵块或幼虫组的数量为基数(Moore,1989;Kuussaari,1998)。从 2002 年夏季 6 月到 2004 年秋季 9 月,进行两种网蛱蝶幼期各个阶段的死亡率和死亡情况调查。

1.2.1 卵块、越冬前幼虫组和越冬期幼虫组死亡调查:在两种网蛱蝶的产卵高峰期,2 ~ 3 人在曾经有幼虫组分布的斑块内,寻找寄主植物上的卵块或直接观察雌性成虫产卵,然后以红色喷漆的木棍标记卵块的位置,跟踪卵块及其孵化形成的幼虫组网,一直到幼虫组越冬,记录死亡情况、原因和所在斑块位置。在两年内,跟踪金堇蛱蝶 256 个和 477 个卵块,观察大网蛱蝶 25 个和 10 个卵块。在研究区域,两种濒危的网蛱蝶数量极少,在 2002 年前大网蛱蝶最多不超过 50 个幼虫组,而金堇蛱蝶也不超过 100 个(王义飞等,2003)。为了维持样本量,制作生命表时记录和分析了观察到的所有卵块数,而不是采用抽样的方法。

同样,以喷红色漆的木棍标记越冬幼虫组的位置,在第二年的春季,调查金堇蛱蝶(在 3 月底到 4 月初)和大网蛱蝶(在 4 月下旬到 5 月初)幼虫组的越冬存活情况,并跟踪直至其扩散。在 9 月下旬可以观察金堇蛱蝶的幼虫组外是否有寄生蜂茧,确定幼虫组是否被寄生蜂寄生。

1.2.2 越冬后 5、6 龄幼虫死亡调查:以昆虫网网纱制作成圆柱形昆虫网罩。网罩一端缝合,而另一端则用线缝合在一个铁丝圈上。在 4 月下旬,当有大量金堇蛱蝶的寄主植物华北兰盆花萌发时,将网罩罩在金堇蛱蝶的寄主植物华北兰盆花上,直接在野外饲养已扩散金堇蛱蝶的 5 龄幼虫。每个网罩内放有 6 或 7 条 5 龄幼虫,而且每 2 天更换幼虫的食物。共饲养 60 条幼虫。在 5 月中旬,直接将网罩罩在大网蛱蝶的寄主植物祁州漏芦上。若网罩中的寄主植物被吃完,则重新选取新的寄主植物饲养大网蛱蝶的幼虫。每天观察 5、6 龄幼虫的死亡情况。

1.2.3 蛹的死亡调查:当在网罩内饲养的幼虫发育成蛹时,则取下网罩。在自然状态下或将蛹散放在草丛中,观察和记录蛹的死亡情况。

1.2.4 关键因子分析:各个因子的亚死亡力(k)通过下式计算(Varley and Gradwell,1960):

$$k = \log_{10} N - \log_{10} Ns$$

其中:N = 因子作用前的个体数,Ns = 因子作用后存活下来的个体数;一种因子死亡力总和等于各个虫态这种因子亚死亡力的总和。

2 结果与分析

2.1 放牧与局域灭绝

放牧是导致大网蛱蝶局域灭绝的最主要因素之一。从 2002 到 2004 年,大网蛱蝶占据的斑块共有 14 个,但有 7 个发生局域灭绝,其中放牧导致 6 次局域灭绝。金堇蛱蝶在 2002 ~ 2004 年,金堇蛱蝶占据的斑块有 30 个,只有 1 个斑块发生局域灭绝,也是受放牧的影响。

2.2 幼虫组内的幼虫数量变化

两种网蛱蝶从卵块到越冬后幼虫组内的幼虫数量逐渐减少(表 1)。大网蛱蝶每个卵块平均有 153.4 个卵,越冬前幼虫组的平均有 30.4 条幼虫;在越冬过程中幼虫组内幼虫的数量减少,越冬后每个幼虫组内的幼虫数量减少为 17.4 个。金堇蛱蝶每个卵块平均有 242.9 个卵,每个越冬前幼虫组平均有 57.9 条幼虫;在越冬期内幼虫组幼虫数量减少尤其显著,越冬后每个幼虫组内的幼虫数量减少到 7.3 条。

2.3 关键生活史阶段和重要致死因素

表 2 和表 3 自然种群生命表的数据说明,大网蛱蝶在 2002 ~ 2003 年和 2003 ~ 2004 年两个世代的总累积死亡率高分别为 89% 和 80%,而且在卵、越冬后 4、5 龄幼虫期和蛹期的死亡率都比较高;在卵期,2002 ~ 2003 年为 44%,2003 ~ 2004 年为 30%;越冬后 4、5 龄期,2002 ~ 2003 年为 50%,2003 ~ 2004 年为 35%;在蛹期,2002 ~ 2003 年是 38%,2003 ~ 2004 年是 45%。金堇蛱蝶两个世代的总累积死亡率相对比较小,分别为 59% 和 72%;在 2002 ~ 2003 年,每个生活史阶段的死亡率都不超过 20%;但在 2003 ~ 2004 年,越冬期幼虫组死亡率 37% 为最高,另外卵块(25%)以及蛹(25%)的死亡率也较高。

放牧 k_1 是导致大网蛱蝶非成虫期死亡的最重要因素(表 4);尤其在越冬后大网蛱蝶 4 ~ 5 龄幼虫组聚集取食阶段,放牧导致大量大网蛱蝶的幼虫组死亡。在 2002 ~ 2003 年过度放牧时,越冬后 4 ~ 5 龄幼虫期 50% 大网蛱蝶幼虫组由于放牧死亡(表 2);即使在 2003 ~ 2004 年放牧减轻后,越冬后仍然有 25% 的 4 ~ 5 龄幼虫组被放牧破坏(表 3)。在 2002 ~ 2003 年过度放牧时,在卵期和越冬前幼虫期,放牧也导致大网蛱蝶的 24% 卵块和 20% 越冬前幼虫组死亡。而 2003 ~ 2004 年放牧减轻后,而在卵期和越冬前幼虫期因放牧导致的死亡率有所降低。

表 1　两种网蛱蝶单个卵块内卵的数量以及单个幼虫组内幼虫的数量

Table 1　The number of eggs per egg cluster and larvae per larval group

	虫态 Life stage	样本数 *n*	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 ± 标准差 Mean ± *SE*
大网蛱蝶 *Melitaea phoebe*	**卵块** Egg cluster	24	80	268	153.4 ± 10.9
	滞育前幼虫组 Pre-diapause larval group	12	15	60	30.4 ± 3.2
	越冬后幼虫组 Post-diapause larval group	12	6	44	17.4 ± 3.4
金堇蛱蝶 *Euphydryas aurinia*	**卵块** Egg cluster	217	7	501	242.9 ± 6.8
	滞育前幼虫组 Pre-diapause larval group	12	15	100	57.9 ± 8.8
	越冬后幼虫组 Post-diapause larval group	50	1	18	7.3 ± 0.7

表 2　2002 ~ 2003 年两种网蛱蝶的自然种群生命表

Table 2　Life table of the two melitaeine butterflies for 2002 – 2003

死亡因素 Mortality factors	**大网蛱蝶** *Melitaea pheobe* 初始阶段数量 Initial number	各个阶段死亡率 Mortality during each stage	占起始同生群的比率 Proportion of initial cohort	累积死亡比率 Cumulative mortality	**金堇蛱蝶** *Euphydryas aurinia* 初始阶段数量 Initial number	各个阶段死亡率 Mortality during each stage	占起始同生群的比率 Proportion of initial cohort	累积死亡比率 Cumulative mortality
卵 Egg	25 块(clusters)				256 块(clusters)			
放牧 Grazing	6	0.24			13	0.05		
捕食 Predator	0	0.00			3	0.01		
未孵化 Unhatch	1	0.04			0	0.00		
其他因素 Others	4	0.16			14	0.05		
总和 Total	11	0.44	0.44	0.44	30	0.11	0.11	0.11
滞育前 Pre-diapause	25 组(groups)				226 组(groups)			
寄生 Parasitoid	0	0.00			(4)*	0.00		
放牧 Grazing	5	0.20			9	0.04		
缺乏食物 Food	0	0.00			2	0.01		
其他因素 Others	2	0.08			33	0.15		
总和 Total	7	0.28	0.16	0.60	44	0.20	0.18	0.29
滞育期 Diapause	12 组(groups)				59 组(groups)			
放牧 Grazing	0	0.00			6	0.10		
冻死 Frozen	0	0.00			3	0.05		
其他因素 Others	0	0.00				0	0.00	
总和 Total	0	0.00	0	0.60	9	0.15	0.11	0.40
4 ~ 5 **龄** 4 – 5 instars	14 组(groups)				50 组(groups)			
寄生 Parasitoid	(3)*	0.00			0	0		
放牧 Grazing	7	0.50			0	0		
总和 Total	7	0.50	0.20	0.80	0	0	0	0.40
5 ~ 6 **龄** 5 – 6 instars	61 条(individuals)				116 条(individuals)			
寄生 Parasitoid	2	0.04			0	0.00		
放牧 Grazing	1	0.02			2	0.02		
其他 Others	4	0.06			14	0.12		
总和 Total	7	0.12	0.02	0.82	16	0.14	0.08	0.48
蛹 Pupae	16 个(individuals)				31 个(individuals)			
寄生 Parasitoid	2	0.13			2	0.06		
放牧 Grazing	1	0.06			1	0.03		
蚂蚁 Ants	3	0.19			3	0.10		
总和 Total	6	0.38	0.07	0.89	6	0.19	0.11	0.59

(n)*：代表 n 个幼虫组被寄生蜂寄生 Representing the number of parasitized larval groups. 表 3 同 The same for Table 3.

表 3　2003 ~ 2004 年两种网蛱蝶自然种群的生命表

Table 3　Life table of two melitaeine butterflies for 2003 – 2004

死亡因素 Mortality factors	大网蛱蝶 *Melitaea pheobe* 初始阶段数量 Initial number	各个阶段死亡率 Mortality during each stage	占起始同生群的比率 Proportion of initial cohort	累积死亡比率 Cumulative mortality	金堇蛱蝶 *Euphydryas aurinia* 初始阶段数量 Initial number	各个阶段死亡率 Mortality during each stage	占起始同生群的比率 Proportion of initial cohort	累积死亡比率 Cumulative mortality
卵 Egg	10 块(clusters)				477 块(clusters)			
放牧 Grazing	0	0.00			58	0.12		
捕食 Predator	0	0.00			1	0.00		
未孵化 Unhatch	2	0.20			21	0.04		
其他因素 Others	1	0.10			41	0.09		
总和 Total	3	0.30	0.30	0.30	121	0.25	0.25	0.25
滞育前 Pre-diapause	22 组(groups)				357 组(groups)			
寄生 Parasitoid	0	0.00			(24)*	0.00		
放牧 Grazing	0	0.00			5	0.01		
缺乏食物 Food	0	0.00			4	0.01		
其他因素 Others	0	0.00			38	0.11		
总和 Total	0	0.00		0.30	47	0.14	0.10	0.36
滞育期 Diapause	23 组(groups)				139 组(groups)			
冻死 Frozen	0	0			51	0.37		
放牧 Grazing	2	0.09			0	0		
其他因素 Others	1	0.04			0	0		
总和 Total	3	0.13	0.0 9	0.39	51	0.37	0.24	0.59
4 ~ 5 龄 4 – 5 instars	20 组(groups)				88 组(groups)			
寄生 Parasitoid	(5)*	0.00			0	0.00		
放牧 Grazing	5	0.25			0	0.00		
其他因素 Others	2	0.10			0	0.00		
总和 Total	7	0.35	0.21	0.60	0	0	0	0.59
5 ~ 6 龄 5 – 6 instars	68 条(individuals)				68 条(individuals)			
寄生 Parasitoid	6	0.09			3	0.04		
放牧 Grazing	1	0.01			0			
其他 Others	0	0			3	0.04		
总和 Total	7	0.10	0.04	0.64	6	0.08	0.04	0.63
蛹 Pupae	34 个(individuals)				44 个(individuals)			
寄生 Parasitoid	8	0.24			3	0.07		
放牧 Grazing	2	0.06			7	0.16		
蚂蚁 Ants	5	0.15			1	0.02		
总和 Total	15	0.45	0.16	0.80	11	0.25	0.09	0.72

大网蛱蝶蛹被寄生 k_3 是影响大网蛱蝶死亡的重要因素之一(表 4),在 2002 ~ 2003 年和 2003 ~ 2004 年世代分别有 13%和 24%的蛹因被寄生死亡。另外寄生蜂也导致一定数量 4 ~ 5 龄大网蛱蝶幼虫死亡,但 k_2 值很小(表 2,3)。缺乏食物 k_5 对于大网蛱蝶的死亡影响极少(表 4)。

滞育越冬期死亡 k_6 是影响金堇蛱蝶非成虫期死亡最重要的因素(表 4),在 2002 ~ 2003 年和 2003 ~ 2004 年分别有 15%和 37%的幼虫组在越冬期死亡,死亡的原因包括越冬网质量差以及各种因素导致越冬网被破坏,而导致整个幼虫组冻死。放牧 k_1 也是直接影响金堇蛱蝶死亡重要因素之一,有一定数量的卵期和越冬前幼虫组被放牧破坏(表 2,3)。无论在幼虫期或蛹期,寄生蜂对金堇蛱蝶的死亡影响均极小。在越冬前少数的幼虫组被寄生蜂寄生,但是只会导致幼虫组内极少部分幼虫死亡;越冬后只有在 2003 ~ 2004 年 5 ~ 6 龄幼虫上发现寄生蜂,且寄生率极低(4%)。金堇蛱蝶蛹的寄生率也极低。另外缺乏食物(k_7)对于金堇蛱蝶的死亡的影响也比较小(表 4)。

表 4　影响两种网蛱蝶幼期死亡因素的 k 值

Table 4　The k-values of immature stages for two melitaeine butterflies

k 值 k-value	大网蛱蝶 *Melitaea phoebe*		金堇蛱蝶 *Euphydryas aurinia*	
	2002 – 2003	2003 – 2004	2002 – 2003	2003 – 2004
k_1	0.559	0.167	0.064	0.143
k_2	0.014	0.040	0.000	0.020
k_3	0.058	0.117	0.029	0.031
k_4	0.114	0.101	0.054	0.014
k_5	0.000	0.00	0.004	0.005
k_6	0.000	0.061	0.073	0.199
k_7	0.109	0.056	0.026	0.047
k_8	0.046	0.000	0.072	0.050
k_9	0.000	0.062	0.000	0.000
k_{10}	0.031	0.000	0.057	0.020
k_{11}	0.023	0.097	0.00	0.022
$k_{总}$ k_{total}	0.953	0.702	0.379	0.559

k_1：放牧 Grazing；k_2：幼虫被寄生 Parasitism on larvae；k_3：蛹被寄生 Parasitism on pupae；k_4：捕食（主要包括蛹被蚂蚁捕食）Predator（pupae predated by ants）；k_5：缺乏食物 Shortage of food；k_6：越冬死亡 Death in hibernation；k_7：卵块丢失（除放牧外）Loss of egg clusters other than grazing；k_8：越冬前幼虫组死亡（除放牧）Loss of pre-hibernating larval groups other than grazing；k_9：4 ~ 5 龄期幼虫组其他原因死亡（除放牧和寄生外）4 – 5 instars larvae's death caused by other factors other than grazing and parasitoids；k_{10}：5 ~ 6 龄期幼虫其他原因死亡（除放牧和寄生外）5 – 6 instars larvae's death caused by others factors other than grazing and parasitoids；k_{11}：卵未孵化 Unhatched egg clusters.

3　讨论

3.1　生命表与集合种群动态

以本文生命表的研究结果能很好解释两种网蛱蝶不同的种群动态（王义飞等，2003；Wang *et al*.，2004）。大网蛱蝶种群动态主要受放牧的影响，放牧不仅导致大量局域种群的灭绝，而且可以限制源种群的增长。另外寄生蜂也是调控种群动态的重要因素，它可以限制源种群的增长，增加源种群灭绝的风险。因此大网蛱蝶的局域种群数量小且不稳定，整个种群有灭绝的趋势。影响金堇蛱蝶种群动态最关键的因素是越冬期幼虫存活率，它只能导致一部分幼虫组死亡，很少导致局域灭绝；而金堇蛱蝶的繁殖区域受斑块内农田的保护（刘文华，2005），种群动态受放牧的影响相对少；另外寄生蜂对于种群调控作用小。因此金堇蛱蝶占据斑块的灭绝风险小，局域种群数量相对大，集合种群能长期持续生存。总之，了解大网蛱蝶种群动态的重点在于掌握放牧强度的变化以及寄生蜂对于源种群的调控作用；而掌握放牧强度的变化以及气候或其他因素对于越冬幼虫组死亡率的影响，是了解金堇蛱蝶种群动态的关键。

在另一些研究中，生命表也是了解濒危昆虫集合种群动态的有力工具。在美国加州地区，研究人员通过生命表研究揭示了越冬前可利用的寄主植物资源是制约帝网蛱蝶 *E. editha* 种群增长的关键因素，这是掌握帝网蛱蝶的局域和集合种群动态的关键（Singer，1972；Ehrich and Hanski，2004）。另外无论在局域还是全区域尺度，生命表研究结果很好地揭示了天敌和食物资源制约了一种蛾 *Ochrogaster lunifer* 的种群动态（Floater and Zalucki，1999）。

但 Hanski（1999）认为标准的生命表方法不适用于研究庆网蛱蝶 *M. cinxia* 经典集合种群动态。他们研究的范围有上千平方公里，大多数斑块面积小，庆网蛱蝶的局域种群受多种自然和种群统计随机因素（包括寄生蜂、气候、食物等）的作用，局域种群灭绝和定殖频繁发生（Kuussaari，1998），很难确定某一具体的生态过程和因子对于大多数局域种群的调控作用。他们强调，在集合种群的尺度掌握种群动态的关键不是在于了解各种生态因素和生态过程对于种群的调节作用，而是在于了解它们与局域灭绝的关系。但我们的研究区域相对小，约 10 平方公里，两种网蛱蝶局域种群受不同的环境和自然随机因素的影响相对小；无论从局域还是全区域的尺度，受人类活动干扰影响都非常大。

本研究缺乏自然捕食作用（如鸟类等）对于越冬后幼虫死亡的影响，但相关文献说明这种捕食作用对于网蛱蝶的调控作用极小（Ehrlich and Hanski，2004）。

3.2　两种网蛱蝶的保育和管理

掌握影响濒危蝴蝶的关键死亡因素及其对种群动态的调控机制，对于它们的长期保育十分关键。例如影响美国帝网蛱蝶 *E. editha* 的关键因素是滞

育前幼虫期食物资源，而降雨变化是影响这种网蛱蝶幼虫发育和寄主植物物候的外因，地形多样性可以缓冲降雨变化对于滞育前死亡的影响。因此维持栖息地地形多样性是这种网蛱蝶在全区域和局域尺度长期保育的关键（Singer，1972；Ehrich and Hanski，2004）。

本研究的结果表明影响两种网蛱蝶的死亡生态因素有所不同，因此应采取不同的保护措施。放牧是大网蛱蝶卵块、幼虫组的死亡及斑块灭绝的最重要原因。尤其在大网蛱蝶刚结束越冬时，牲畜喜欢啃食刚透芽的寄主植物漏芦，导致大量幼虫组被破坏。大网蛱蝶属于源汇集合种群结构，维持源种群数量和增长至关重要（王义飞等，2003）。减少此时在源种群斑块的放牧，对于大网蛱蝶源种群恢复和增长十分关键。寄生蜂是限制源种群增长的重要因素，寄生蜂可以减少幼虫组的数量或局域种群的大小，而增加局域灭绝风险。本研究由于源斑块的数量少，通过适当禁牧使一些汇斑块恢复成源斑块，增加源斑块的数量，减少因寄生蜂而导致局域灭绝的风险，有利于整个集合种群的恢复和长期持续生存。

金堇蛱蝶属于经典集合种群结构，长期保育需维持较大的局域种群数量和被占据斑块数量（王义飞等，2003）。生命表的研究结果表明：越冬期是影响金堇蛱蝶死亡最关键的时期之一。减少越冬期幼虫组死亡率，不仅可以增大局域种群，也可以减少新定殖斑块的灭绝。因此在幼虫越冬期，减少繁殖区域（金堇蛱蝶越冬前扩散能力弱，越冬区域即繁殖区域）的放牧和割草，有利于减少金堇蛱蝶幼虫组越冬期的死亡率。

金堇蛱蝶越冬期幼虫的存活率受寄主植物质量的影响。通过适当植被管理维持金堇蛱蝶繁殖区域的寄主植物质量和扩大斑块内繁殖区域面积，对于金堇蛱蝶的保育尤其重要。因此在越冬前对繁殖区域的土地进行适当的干扰，如割草或犁地，有利于寄主植物生长成体积大植株，形成质量高的越冬网，从而提高在越冬期幼虫组的存活率；另外减少空白斑块内繁殖区域的放牧强度，恢复寄主植物质量，以提高空白斑块在卵期的定殖率以及幼虫组越冬存活率（刘文华，2005）。陈洁君等人（2004）认为栖息地的质量，尤其是寄主植物高度影响金堇蛱蝶种群的空间分布和动态，本研究进一步揭示了寄主植物质量可以影响越冬期幼虫组死亡率，从而影响种群动态。

参 考 文 献（References）

Chen JJ，Wang YF，Lei GC，Wang RJ，Xu RM，2004. Impact of habitat quality on the metapopulation structure and distribution of two melitaeine butterfly species. *Acta Entomologica Sinica*，47（1）：59－66. ［陈洁君，王义飞，雷光春，王戎疆，徐汝梅，2004. 栖息地质量对两种网蛱蝶集合种群结构和分布的影响. 昆虫学报，2004，47（1）：59－66］

Dempster JP，1983. The natural control of populations of butterflies and moths. *Biol. Rev.*，58：461－481.

Ehrlich PR，1961. Intrinsic barriers to dispersal in checkerspot butterfly. *Science*，134：108－109.

Ehrlich PR，1992. Population biology of checkerspot butterflies and the preservation of global diversity. *Oikos*，63：6－12.

Ehrilch PR，Hanski I，2004. On the Wings of Checkerspots：A Model System for Population Biology. Oxford University Press，New York.

Floater GJ，Zalucki MP，1999. Life tables of the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer* Herrich-Schäffer（Lepidoptera：Thaumetopoeidae）at local and regional scales. *Austr. J. Entomol.*，38：330－339.

Ford HD，Ford EB，1930. Fluctuation in numbers and its influence on variation in *Melitaea aurinia* Rott（Lepidoptera）. *Trans. Entomol. Soc. Lond.*，78：345－351.

Hanski I，Gilpin M，1997. Metapopulation Biology：Ecology，Genetics and Evolution. Oxford University Press，Oxford.

Hanski I，1999. Metapopulation Ecology. Oxford University Press，Oxford.

Harrison S，Murphy DD，Ehrlich PR，1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly，*Euphydryas editha bayensis*：Evidence for a metapopulation model. *Am. Nat.*，137：227－243.

Kuussaari M，1998. Biology of the Glanville Fritillary Butterfly. PhD Thesis，University of Helsinki，Finland.

Liu WH，2005. Metapopulation Dynamic and Mechanisms of Two Species of Melitaeine Butterflies. PhD Thesis，Beijing Normal University. ［刘文华，2005. 两种网蛱蝶的集合种群动态及其导因研究. 北京师范大学博士学位论文］

Matsumoto K，2003. Population change and immature mortality process of *Luehdorfia japonica*（Lepidoptera：Papilionidae）feeding on an unusual host plant，*Asarum caulescens* Maxim.（Aristolochiaceae）. *Entomol. Science*，6：143－149.

Moore SD，1989. Pattern of juvenile mortality within an oligophagous insect population. *Ecology*，70（6）：1 726－1 737.

Morris RF，Miller CA，1954. The development of life tables for the spruce budworm. *Can. J. Zool.*，32：283－301.

Murphy DD，Weiss SB，1988. A bibliography of *Euphydryas*. *J. Res. Lep.*，26：256－264.

New RT，Pyle RM，Thomas JA，Thomas CD，Hammond PC，1995. Butterfly conservation management. *Ann. Rev. Entomol.*，40：57－83.

Singer MC，1972. Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science*，176：75－77.

Varley GC，Gradwell GR，1960. Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.*，29：399－401.

Wang RJ，Wang YF，Chen JJ，Lei GC，Xu RM，2004. Contrasting movement patterns in two species of chequerspot butterflies，*Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe*，in the same patch network. *Ecol. Entomol.*，29（3）：367－374.

Wang YF，Chen JJ，Wang RJ，Lei GC，Xu RM，2003. Difference in metapopulation structure and dynamics of two species of coexistent melitaeine butterflies. *Chinese Science Bulletin*，48（12）：1 239 – 1 246.［王义飞，陈洁君，王戎疆，雷光春，徐汝梅，2003. 两种共存网蛱蝶的不同集合种群结构及动态. 科学通报，48(9)：940 – 946］

You MS，1997. The development and use of life tables in the study of insect populations. *Wuyi Science J.*，13(5)：165 – 175.［尤民生，1997. 昆虫生命表的研究进展.武夷科学，13(5)：165 – 175］

Xu RM，1987. Insect Population Ecology. Beijing：Beijing Normal University Press. 61 – 84.［徐汝梅，1987. 昆虫种群生态学. 北京：北京师范大学出版社. 61 – 84］

Xu RM，2000. Reviewing metapopulation theory and methodology via case studies on the Glanville fritillary butterfly. *Acta Entomologica Sinica*，43(Suppl.)：8 – 12.［徐汝梅，2000. 通过网蛱蝶的例证研究试论集合种群的理论和方法. 昆虫学报，43（增刊）：8 – 12］

（责任编辑：袁德成）